

Rhipsalideae et autres cactées épiphytes

Même si l'image attachée aux cactées est celle de plantes massives et épineuses habitant des contrées arides et inhospitalières, beaucoup d'espèces dérogent à cette règle.

Parmi les cactées, plusieurs genres ont opté pour les forêts plus ou moins humides d'Amérique du Sud et vivent en suspension au dessus du sol, accrochées aux branches des arbres (cactées épiphytes) ou coincées en hauteur dans des rochers (cactées lithophytes), à la manière des orchidées et des broméliacées. Ces espèces épiphytes représentent 11 genres avec environ 150 espèces (Hunt *et al.*, 2006), soit environ 10 % des espèces de cactées, faisant de la famille un des groupes de plantes épiphytes les plus importants.

Ces cactées ont perdu une partie de la succulence qui caractérise la tige des cactées globulaires et colonnaires des milieux arides. Ces plantes se caractérisent par de longues branches pas ou peu épineuses, généralement pendantes et ramifiées, et une exposition ombragée. Abreuvées par la pluie et agrippées par des racines spécialisées à des supports assez organiques, elles ont des conditions de vies très différentes des cactées des milieux arides.

Dès le départ, et comme souvent en matière de taxonomie des cactées, la classification des cactées épiphytes a été très mouvementée, et elle reste encore loin d'être stabilisée.

L'histoire mouvementée de la classification des cactées épiphytes

Les différents genres de cactées sont répartis au sein de 4 à 5 sous-familles, suivant les auteurs, et c'est la sous-famille *Cactoideae* qui est la plus vaste (80% des espèces de cactées), regroupant les cactées globulaires, colonnaires et épiphytes. Elle est actuellement divisée en 9 tribus (Anderson 2001) ou 7 tribus (New Cactus Lexicon, Hunt *et al.* 2006). Les cactées épiphytes sont diverses et se répartissent actuellement dans plusieurs des tribus de la sous-famille *Cactoideae*.

Au sein des *Cactoideae*, une des tribus est d'une composition très particulière. Celle-ci regroupe uniquement des espèces épiphytes et lithophytes de forêts tropicales et subtropicales humides : c'est la tribu des *Rhipsalideae*. Cette tribu a été assez bien définie par Barthlott et Taylor dans les années 1980 et 1990, puis revue et affinée par Doweld en 2001. Les *Rhipsalideae* se présentent comme des cactées épiphytes aux aréoles quasiment dépourvues d'épines, et aux fleurs et fruits de taille réduite par rapport aux autres cactées.

Une complication particulière de la classification des *Rhipsalideae* est que des genres ont fait la navette entre la tribu des *Rhipsalideae* et la celle des *Hylocereeae*, qui regroupe beaucoup d'espèces de cactées épiphytes. En 1970, Buxbaum avait d'ailleurs positionné les *Rhipsalideae* (alors appelés *Rhipsalinae*, groupe au périmètre légèrement différent) comme un sous-groupe des *Hylocereeae*, avant qu'ils en soient détachés par Barthlott en 1987. En tout cas les 2 tribus sont considérées comme très proches, les plantes des 2 groupes présentant de nombreux points communs et, surtout, une palette de caractères morphologiques qui sort du périmètre des caractères utilisés pour définir chaque groupe. Le découpage des genres et sous-genres de cactées épiphytes reste très discuté et des ensembles de plantes sont passés des *Rhipsalideae* aux *Hylocereeae* suivant les critères des auteurs. Bref, une grosse pagaille règne chez les cactées épiphytes.

La longue errance de *Pfeiffera*



Les plantes du genre *Pfeiffera* présentent de longues tiges retombantes plates ou côtelées, et de petites fleurs colorées ressemblant à celles des *Rhipsalis* ou des *Hatiora* (photo de gauche : *Pfeiffera monacantha*, anciennement *Acanthorhipsalis monacantha*). Le genre *Pfeiffera* est sans doute celui qui a été le plus controversé et qui a le plus voyagé au sein de différents groupes taxonomiques, voici son épopée :

- En 1899, Schumann classe l'actuel *Pfeiffera monacantha* sous *Rhipsalis*, dans le sous-genre *Acanthorhipsalis*.
- En 1923, Britton et Rose positionnent toutes les cactées épiphytes dans la tribu *Cereeae* et placent le genre *Pfeiffera* dans la sous-tribu *Rhipsalidanae*. Trois espèces de *Pfeiffera* sont classées sous le nom de *Acanthorhipsalis*, qui acquiert le statut de genre.
- En 1970, Buxbaum positionne la sous-tribu *Rhipsalidanae* dans la tribu *Hylocereeae*, et crée la lignée *Pfeifferae* qui contient les genres *Pfeiffera* et *Acanthorhipsalis*.
- Dans la classification de Endler et Buxbaum de 1974, *Pfeiffera* est dans la tribu *Hylocereeae*.
- Dans la classification de Gibson et Nobel de 1986, *Pfeiffera* est déplacé dans la tribu *Notocactaeae*. Le genre est considéré comme transitionnel entre *Corryocactus* et les autres membres de la tribu des *Rhipsalideae*.
- En 1987, Barthlott sépare les 2 tribus *Rhipsalideae* et *Hylocereeae*. *Pfeiffera* est dans la tribu *Rhipsalideae*.
- Dans la classification de Barthlott et Hunt de 1993, *Pfeiffera* est dans la tribu *Rhipsalideae*.
- En 1995, dans la classification de Barthlott et Taylor, le taxon *Pfeiffera* n'était pas considéré comme un genre à part entière mais comme un sous-genre de *Lepismium*, au sein des *Rhipsalideae*.
- En 2000, une étude moléculaire préliminaire de Nyffeler montre que *Pfeiffera* est plus proche des *Corryocactus*, aujourd'hui dans la tribu des *Echinocereaeae*, que des *Lepismium*.
- Dans la classification de Anderson de 2001, *Pfeiffera* reste dans la tribu *Rhipsalideae*.
- En 2001, Doweld a redéfini les 2 tribus *Rhipsalideae* et *Hylocereeae* de Barthlott et Taylor. Le taxon *Pfeiffera* a acquit le statut de genre et a été transféré des *Rhipsalideae* aux *Hylocereeae*, à l'intérieur d'une sous-tribu, celle des *Pfeifferinae*, qui comprenait également les *Acanthorhipsalis* et les *Lymanbensonia*.
- L'étude moléculaire de Nyffeler de 2002, avec 3 espèces de *Pfeiffera*, a confirmé la classification des *Rhipsalideae* de Barthlott et Taylor en 4 genres, à l'exception du genre *Pfeiffera* qui a été redéfini et également retiré des *Rhipsalideae*. L'étude montre que le placement des *Pfeiffera* dans les *Lepismium*, comme le proposaient Barthlott et Taylor en 1995, constitue un groupe au mieux paraphylétique. Les *Pfeiffera* forment un groupe homogène localisé dans un gros embranchement qui contient des *Hylocereeae* et des *Echinocereaeae*.

- En 2006, Hunt *et al.* ont conservé la classification des *Rhipsalideae* de Barthlott et Taylor de 1995 mais, sur la base de l'étude de Nyffeler, ont exclu les espèces *Lepismium subg. Pfeiffera*, *Lepismium subg. Acanthorhipsalis*, *Lepismium subg. Lymanbensonia* et une partie des *Lepismium subg. Houlettia* de la tribu des *Rhipsalideae* pour les inclure dans le genre *Pfeiffera* au sein des *Echinocereae*.
- En 2010, Nyffeler et Eggli définissent une grosse tribu, celle des *Phyllocactae*, qui contient la sous-tribu *Corryocactinae* dans laquelle se positionnent les *Pfeiffera*.
- Toujours en 2010, une grosse étude moléculaire analysant la presque totalité des espèces de *Pfeiffera* est publiée : coup de théâtre, le genre est polyphylétique et constitué de 2 groupes distincts et très éloignés phylogénétiquement. Le premier groupe, qui conserve le nom de genre *Pfeiffera sensu stricto*, est restreint à 6 espèces et divisé en 2 clades (clade *Pfeiffera boliviiana* et clade *Pfeiffera ianthothele*). Étant donné que le second groupe contient *Pfeiffera micrantha*, originellement considéré comme l'espèce type du genre *Lymanbensonia*, les auteurs proposent la réinstallation de ce second groupe sous le genre *Lymanbensonia*, à l'intérieur d'une nouvelle tribu nommée *Lymanbensoniaceae*.

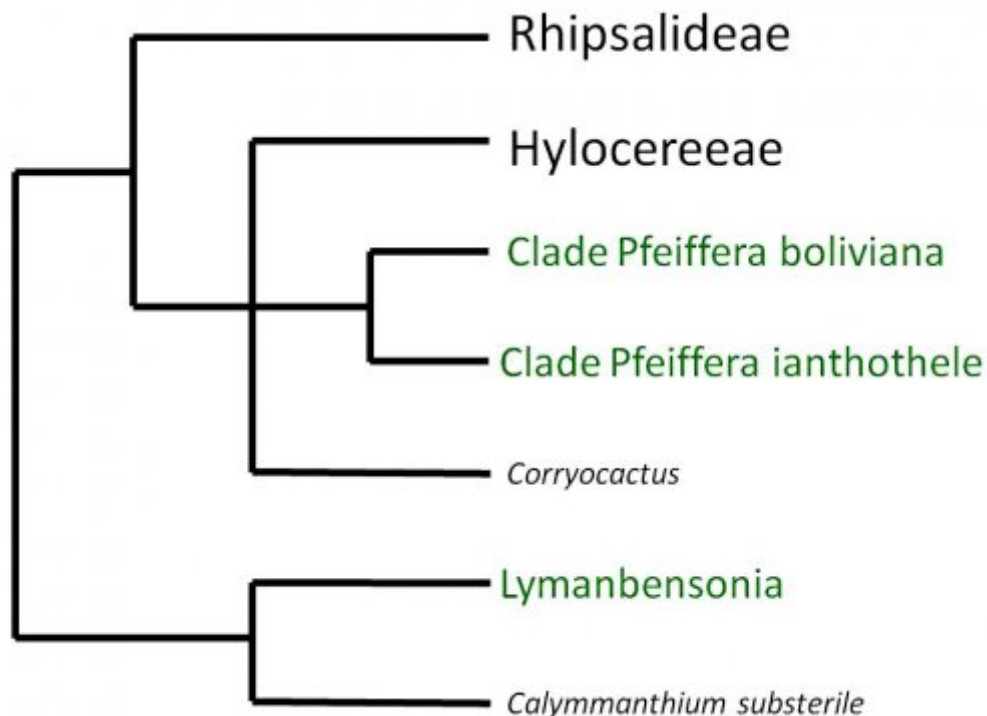


Schéma : cladogramme des *Rhipsalideae*, *Hylocereeae*, *Pfeiffera sensu stricto* et *Lymanbensonia*, ainsi que 2 genres proches de ces groupes, basé sur l'analyse bayésienne des marqueurs trnK/matK cytoplasmiques.

Les rares études moléculaires, principalement celle de Nyffeler en 2002, ont confirmé que les tribus des *Rhipsalideae* et des *Hylocereeae*, même si elles sont proches, représentent 2 lignées phylogénétiques distinctes. En ce qui concerne les *Rhipsalideae*, les plantes analysées par Nyffeler se regroupent bien ensemble sur les arbres phylogénétiques construits (*Rhipsalis floccosa*, *Lepismium cruciforme*, *Hatiora salicornoides* et *Schlumbergera truncata*), à l'exception des *Pfeiffera* (*Pfeiffera monacantha*, *Pfeiffera ianthothele* et *Pfeiffera miyagawae*) qui forment un groupe homogène hors de la tribu. En ce qui concerne la tribu des *Hylocereeae*, l'homogénéité du groupe semble plus problématique, et elle est fortement liée aux *Echinocereae*, et à d'autres tribus. En 2006 (Hunt et

al.), les cactées épiphytes ont été réparties dans 3 tribus : les *Rhipsalideae*, les *Hylocereeae* et les *Echinocereae*.

Dans leur synthèse de 2010, qui fait le point sur toutes les études moléculaires sur la famille des cactées, Nyffeler et Eggli définissent une grosse tribu *Phyllocacteae* qui rassemble des plantes de plusieurs anciennes tribus et qui se découpe en 3 sous-tribus : *Corryocactinae*, *Hylocereinae* et *Echinocereinae*. La sous-tribu *Hylocereinae* est conforme à la tribu *Hylocereeae* (Anderson, 2005), à l'exception de certaines espèces de *Selenicereus* qui ont été exclues et transférées dans les *Strophocactus*, eux même dans la tribu traditionnelle des *Echinocereae*. Toutes les plantes de cette sous-tribu *Hylocereinae* sont des épiphytes, la plupart avec de grosses fleurs nocturnes sphingophiles, sauf certains *Disocactus* avec des fleurs diurnes et colorées pollinisées par les oiseaux.

La tribu des Rhipsalideae

Du fait des multiples analyses moléculaires qui ont confirmé la délimitation de la tribu des *Rhipsalideae*, celle-ci est maintenant bien définie et fait une relative unanimité chez les auteurs. Cependant, la tribu reste à géométrie variable et quelques espèces voyagent d'un genre à l'autre au sein de la tribu suivant les avis des uns et des autres. Les 4 genres que l'on trouve dans les *Rhipsalideae*, suivant la classification de Barthlott et Taylor de 1995 reprise et modifiée par Hunt *et al.* (New Cactus Lexicon 2006), sont donc :

● ***Schlumbergera*** : plante bien connue par le célèbre et classique *Zygocactus* des grand-mères. De culture facile, la plante se présente comme une grosse touffe de branches acrotoniques vertes sombres, semi-érigées, très segmentées et ramifiées, aux articles glabres, larges, plats et courts. De très loin la plus cultivée des cactées épiphytes, elle illumine en hiver ou au printemps les intérieurs d'une profusion de fleurs terminales et pendulaires, colorées, souvent roses, actinomorphes ou zygomorphes. Le tube floral est plus ou moins présent, avec les éléments du périanthe fins et pointus. Dans son



habitat les fleurs sont pollinisées par les oiseaux. Les hybrides horticoles des espèces botaniques sont nombreux et répandus, et seul le plus rare *S. opuntioides* présente des difficultés de culture pour le néophyte (photo de droite : *Schlumbergera opuntioides*). A première vue le genre semble assez simple et bien défini, au point que Barthlott et Taylor n'ont créé aucun sous-genre, tandis que Hunt *et al.* l'ont divisé en 2 groupes : l'un correspondant aux cactus de Noël et l'autre aux *Epiphyllanthus*, qui se différencient principalement par le dernier segment des tiges et ses aréoles.

● ***Hatiora*** : genre qui ne fait pas l'unanimité et dont les espèces voyagent entre *Rhipsalis* et *Hatiora* suivant les auteurs. Dans ce genre Barthlott et Taylor ont placé les sous-genres *Hatiora* et *Rhipsalidopsis*. Les plantes sont assez variables suivant les espèces. Les tiges acrotoniques, souvent minces, peuvent être pendantes ou érigées, mais toujours très ramifiées. Elles sont cylindriques, plates, en massue ou côtelées. Elles sont glabres et avec une segmentation bien visible. Les fleurs

actinomorphes, érigées ou pendulaires, sont très colorées. Le tube floral est court ou réduit, avec des éléments du périanthe plutôt courts.



● **Rhipsalis** : genre confus et très découpé. Les sous-genres *Rhipsalis*, *Erythrorhipsalis*, *Calamorhipsalis*, *Epallagonium* et *Phyllarthrorhipsalis* ont été inclus dans le genre par Barthlott et Taylor et ont été conservés par Hunt et al. en 2006. Les plantes sont très variables suivant les nombreuses espèces du genre (photo de gauche : *Rhipsalis cereuscula*). Les tiges acrotoniques ou mésotoniques, souvent minces, peuvent être pendantes ou érigées, de pas du tout à très ramifiées, plates, cylindriques ou côtelées. Elles peuvent être totalement

linéaires ou d'apparences très segmentée (même s'ils ne sont pas toujours visibles, les segments sont long (> 7cm) et bien présent). Les tiges varient suivant les espèces d'une apparence totalement glabre à pubescente. Les petites fleurs actinomorphes, latérales ou terminales, sont généralement ternes, plus rarement colorées. Cette multitude de caractères explique les multiples sous-genres.

● **Lepismium** : Genre proche des *Rhipsalis* et dont le nombre d'espèces est également assez variable suivant les auteurs. Suite aux travaux de Nyffeler, en 2006 Hunt et al. ont fortement réduit le genre *Lepismium* : les sous-genres *Pfeiffera*, *Acanthorhipsalis*, *Lymanbensonia* et *Houlletia* qui avaient été définis par Barthlott et Taylor ont été exclus des *Rhipsalideae* et placés dans les *Echinocereae*, à l'intérieur du genre *Pfeiffera*. Les plantes se présentent comme des touffes de longues tiges pendantes, mésotoniques, plates ou côtelées, ou cylindriques chez *L. lumbricoides*. Elles sont peu ou pas ramifiées. La segmentation est peu ou pas déterminée. Les petites fleurs latérales et actinomorphes, ternes, apparaissent dans les creux souvent échancrés des aréoles, parfois légèrement laineuses.

La première analyse moléculaire d'envergure des Rhipsalideae

Du fait des fortes ressemblances entre de nombreux genres et espèces de cactées épiphytes qui brouillent la classification de ces plantes, un groupe de biologistes (Calvente et al.) a entrepris une vaste étude de génétique moléculaire des *Rhipsalideae* de manière à clarifier la taxonomie de la tribu. Les résultats de cette étude ont été publiés en 2011. Les chercheurs ont étudié 35 des 55 espèces décrites au sein des *Rhipsalideae* (Hunt et al., 2006), soit 63% des espèces du groupe, ainsi que 4 espèces issues d'autres tribus pour établir une base de comparaison.

Leur étude est allée plus loin que la simple cladistique des cactées épiphytes : à partir de la classification phylogénétique obtenue ils ont essayé de faire une corrélation avec les caractères morphologiques des plantes, et de définir à quoi pouvait ressembler l'ancêtre des *Rhipsalideae*.

L'étude est basée sur les comparaisons des séquences de 4 marqueurs génétiques : les 3 séquences chloroplastique trnQ-rps16, rpl32-trnL et psbA-trnH, ainsi que la séquence nucléaire ITS. Ces marqueurs ont été sélectionnés au sein d'une série de 13 marqueurs chloroplastiques, nucléaires ou

mitochondriaux qui ont été préalablement testés pour leur utilité dans la classification de ce groupe de plantes.

Rappelons que les chloroplastes sont des organites cytoplasmiques de transmission maternelle exclusive, leurs génomes ne subissent donc pas de recombinaison au moment de la méiose, à la différence du génome nucléaire, ce qui les rends très utiles pour des analyses phylogénétiques.

Les constructions des arbres phylogénétiques avec les différentes espèces de cactées étudiées ont été effectuées à partir d'analyses de maximum de parcimonie, d'analyses de probabilité et d'analyses bayésiennes des séquences d'ADN alignées manuellement.

- L'analyse de parcimonie (ou maximum de parcimonie), ainsi que l'analyse de probabilité, permettent de construire un arbre phylogénétique qui requiert le plus petit nombre possible de changements génétiques pour passer d'une branche à l'autre, c'est-à-dire un arbre de moindre coûts (ou optimal) en matière « d'efforts évolutifs ». C'est la méthode principale en matière d'inférences phylogénétiques.

- L'analyse bayésienne (ou inférence bayésienne) part de quelques suppositions ou probabilités statistiques posées au départ sur les similarités des séquences génétiques, ces suppositions sont ensuite testées, révisées et affinées progressivement en utilisant de plus en plus de données génétiques disponibles.

Dans cette étude, une analyse bayésienne particulière a également été effectuée avec une contrainte qui forçait toutes les espèces assignées au genre *Hatiora* à former un groupe monophylétique, pour tester cette hypothèse de monophylie par rapport aux résultats qui montraient un éclatement du groupe en cas d'analyse non contrainte.

Les analyses séparées des 3 séquences chloroplastiques permettent d'aboutir à des résultats similaires, où seul varie le niveau de résolution dans le découpage des différents clades. Du fait de cette congruence dans les résultats des analyses séparées des séquences chloroplastiques, celles-ci ont été largement analysées en combinaison.

L'analyse phylogénétique des données obtenues à partir du marqueur nucléaire ITS est peu concluante et montre une absence de congruence fine avec les données obtenues avec les marqueurs cytoplasmiques, aussi bien analysées séparément que combinées. De plus, quelques contradictions sont notées entre les arbres « cytoplasmiques » et « nucléaires », principalement au niveau de 5 espèces de *Rhipsalis*. Les raisons possibles des divergences entre données nucléaires / cytoplasmiques (recombinaison, paralogie, hybridation et introgression) ne sont pas discutées ici. Les grands groupes taxonomiques révélés avec les données nucléaires sont cependant en accord avec ceux révélés par les données cytoplasmiques.

Toutes les analyses moléculaires chloroplastiques confirment la monophylie de la tribu *Rhipsalideae* et sa division en 4 genres. L'analyse des séquences chloroplastiques fait émerger **2 clades majeurs au sein des *Rhipsalideae*** :

- **un gros clade fortement étayé incluant toutes les espèces de *Rhipsalis*.**

Dans ce clade regroupant les *Rhipsalis* une large polytomie est cependant obtenue avec le marqueur trnQ-rps16, et le marqueur psbA-trnH fait apparaître une division en plusieurs petits clades à l'intérieur du groupe des *Rhipsalis*. Le clade *Rhipsalis* peut être divisé en 4 groupes dont 2

transgressent les divisions en sous-genres précédemment établies. Seuls les sous-genres *Calamorhipsalis* et *Erythrorhipsalis* sont chacun monophylétiques et peuvent constituer chacun un groupe.

Une seconde étude des mêmes auteurs, publiée en 2011 et axée uniquement sur les *Rhipsalis*, a affiné ces résultats : les *Rhipsalis* constituent un groupe hautement monophylétique mais les sous-genres *Epallagonium* et *Rhipsalis* sont paraphylétiques. Dans cette analyse 3 groupes principaux sont retrouvés au sein du genre *Rhipsalis* : un clade au péricarpe creux, un clade constitué des *Erythrorhipsalis* et un dernier constitué par le sous-genre *Rhipsalis*.

- **un petit clade faiblement étayé regroupant les 3 genres restant de la tribu : *Schlumbergera*, *Hatiora* et *Lepismium*.**

Dans ce clade, la monophylie de *Lepismium* est fortement confirmée alors que *Schlumbergera* et *Hatiora* sont paraphylétiques. A l'intérieur de *Lepismium* le sous-genre *Houlletia* apparaît comme paraphylétique. Trois espèces de *Hatiora* forment un groupe homogène bien étayé, nommé ici *Hatiora sensu stricto* ou *Hatiora subgenus Hatiora*. Le clade *Schlumbergera* inclut à la fois des espèces de *Schlumbergera* et de *Hatiora subgenus Rhipsalidopsis*. Ce clade *Hatiora subgenus Rhipsalidopsis* est paraphylétique, avec *H. rosea* et *H. gaertneri* regroupés ensembles alors que *H. epiphyllodes* apparaît comme une espèce sœur des *Schlumbergera*.

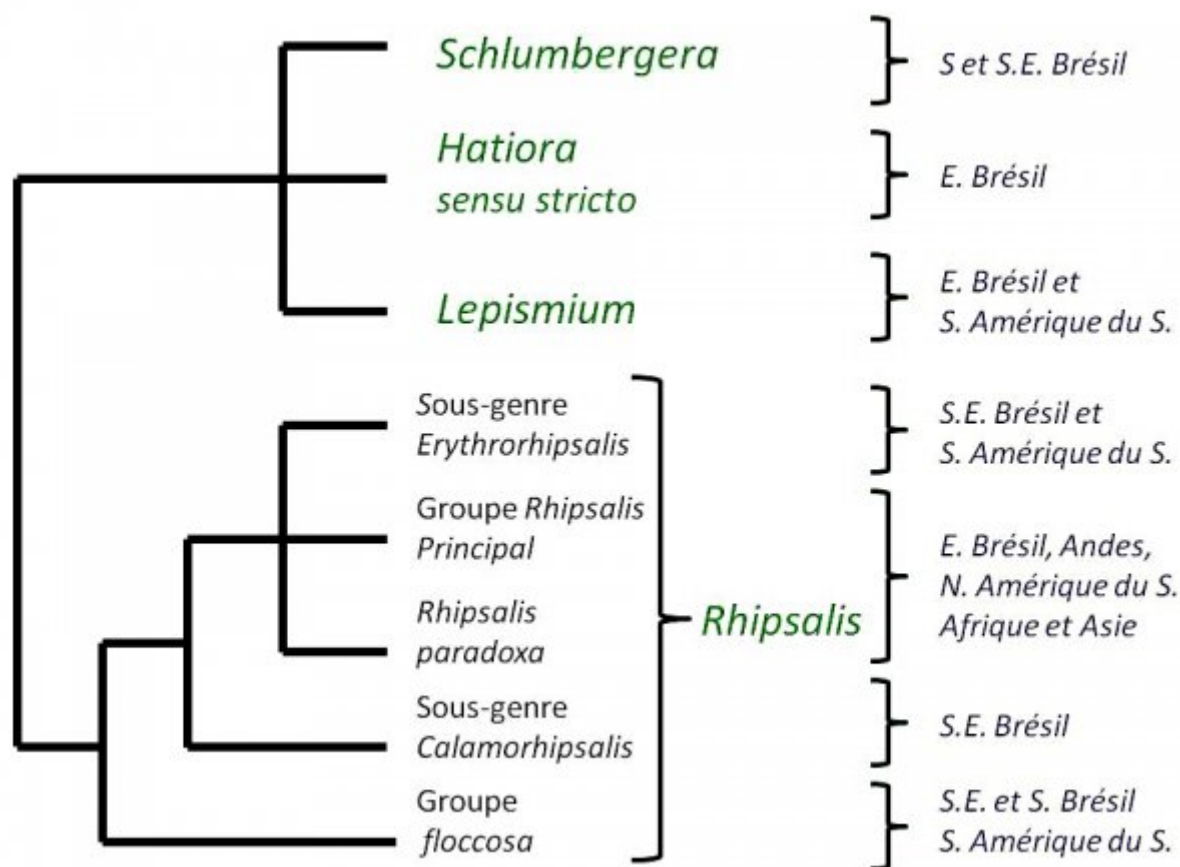


Schéma : cladogramme simplifié des *Rhipsalideae* basé sur l'analyse bayésienne des marqueurs cytoplasmiques. La localisation géographique des taxons est indiquée sur la droite. Chez les *Rhipsalis* le groupe *floccosa* contient : *R. dissimilis*, *R. floccosa* et *R. trigona*. Chez les *Schlumbergera*, en plus des plantes classiquement inféodées au genre, le groupe contient les *Hatiora* suivant : *H. rosea*, *H. gaertneri* et *H. epiphyllodes*.

L'analyse effectuée avec une contrainte qui force toutes les espèces assignées au genre *Hatiora* à former un groupe monophylétique produit un arbre assez différent des analyses non contraintes, qui produisent un arbre dans lequel **les espèces du genre *Hatiora* forment 3 lignées indépendantes**.

Il y a donc **nécessité de revoir la classification actuelle des genres *Schlumbergera* et *Hatiora***, qui se révèlent paraphylétiques. La classification actuelle, issue de celle de Barthlott en 1987, a séparé les *Hatiora* des *Schlumbergera* sur la base de la *zygomorphie* des fleurs de ces derniers, hors ce caractère s'avère être homoplastique, avec une évolution parallèle de la *zygomorphie* dans plusieurs lignées indépendantes : la *zygomorphie* n'est donc pas adéquate pour une assignation des plantes à un genre. Les auteurs proposent donc de transférer les espèces appartenant à *Hatiora subg. Rhipsalidopsis* vers le genre *Schlumbergera*, ce qui réduit le genre *Hatiora* à seulement 3 espèces (*Hatiora sensu stricto*) : *H. cylindrica*, *H. herminiae* et *H. salicornioides*.

Toutes les espèces de *Hatiora subg. Rhipsalidopsis* et *Schlumbergera* regroupées dans un genre commun sont similaires au niveau végétatif et caractérisées par des segments de tiges courtes, plates (à doubles ailes) et à croissance déterminées (ou à tiges côtelés chez *S. microsphaerica*), tandis que *Hatiora sensu stricto* (*Hatiora subg. Hatiora*) a des segments de tige cylindriques. Un autre critère permet de différencier le genre *Hatiora s. str.* du nouveau groupe élargi des *Schlumbergera* : alors que les espèces de ce dernier groupe ont des tiges et des fleurs généralement pendulaires, un périanthe avec un grand nombre de segments et des pointes aigües ou apiculées, le genre *Hatiora s. str.* présente des tiges et des fleurs généralement érigées, un périanthe qui comporte moins de segments et avec des pointes obtuses.

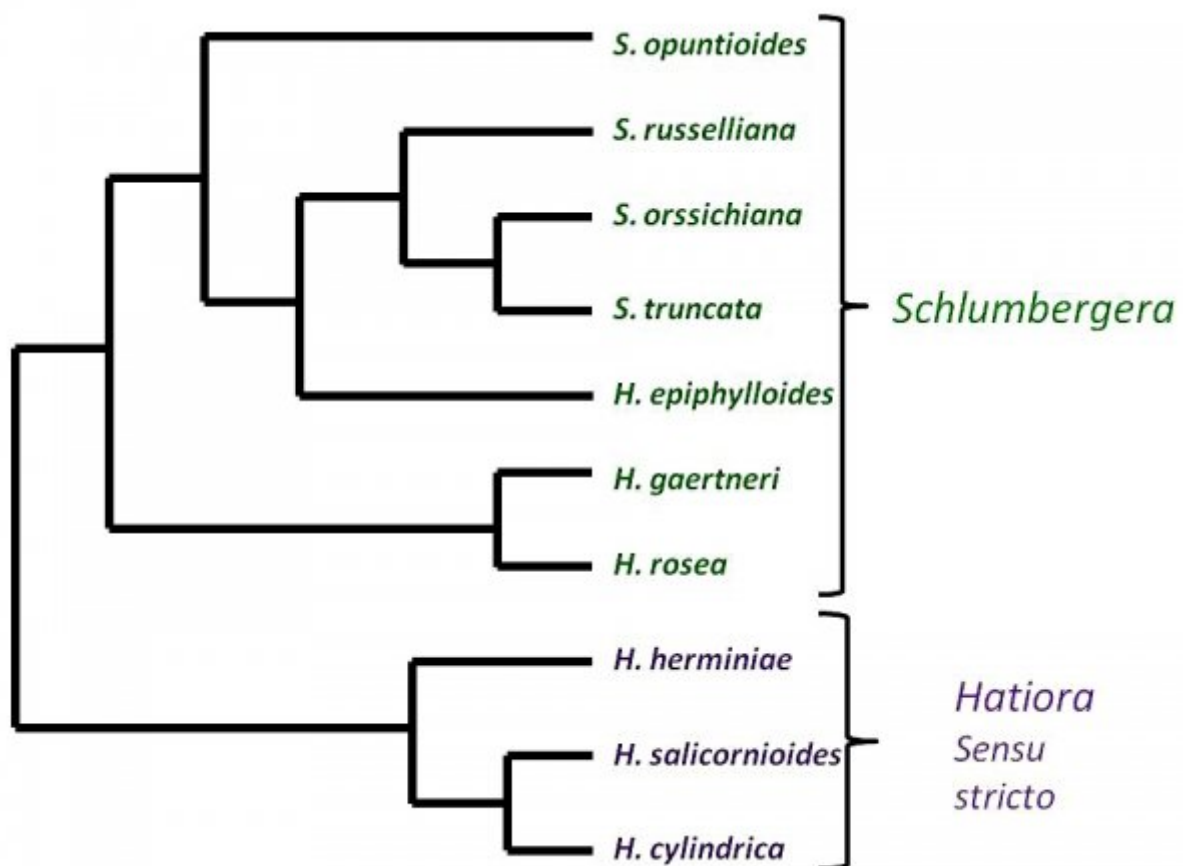


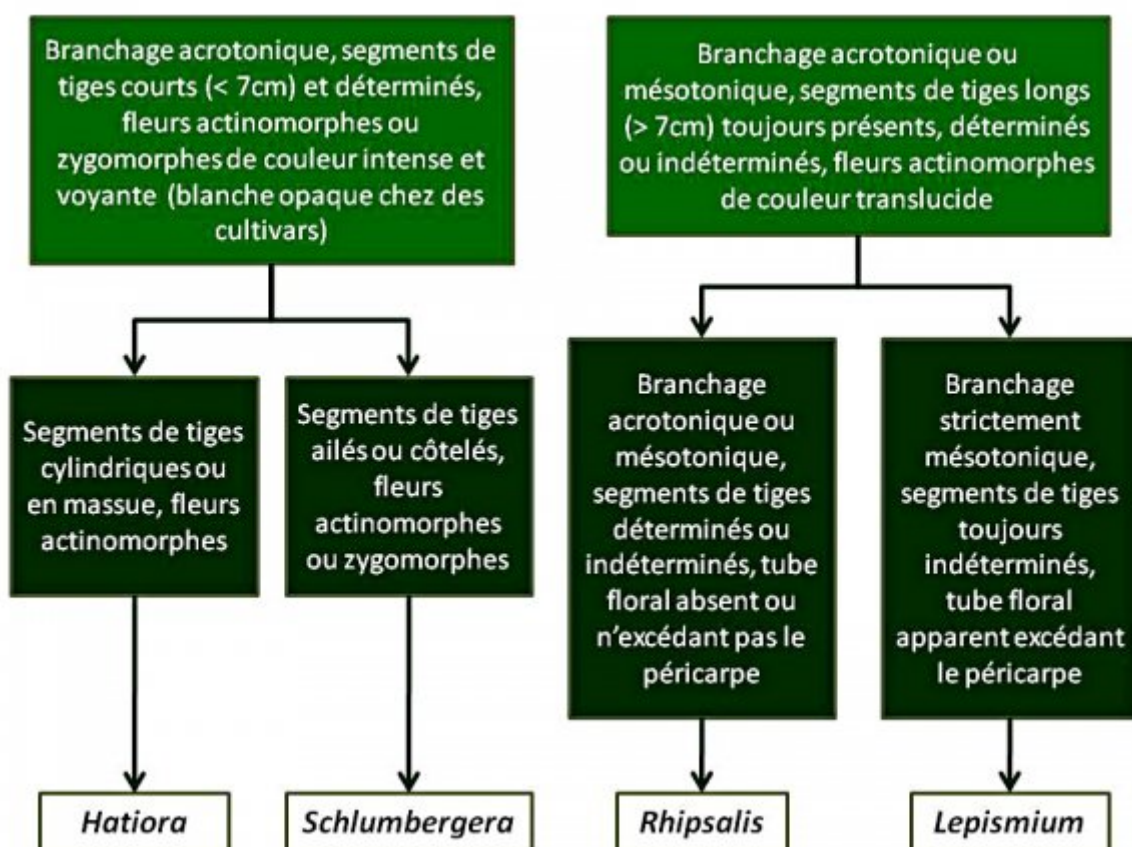
Schéma : cladogramme des genres *Hatiora sensu stricto* (*Hatiora subg. Hatiora*) et *Schlumbergera* basé sur l'analyse bayésienne des marqueurs cytoplasmiques.

Les résultats de l'étude indiquent que certains caractères morphologiques traditionnellement utilisés pour classer les *Rhipsalideae* sont homoplastiques et ne sont pas adéquats pour définir les différents genres, par exemple la zygomorphie et l'apparence du tube floral, caractères qui sont pourtant au centre de la classification des angiospermes.

A l'opposé, certains caractères morphologiques sont de bons outils de classification des genres : la structure du branchage et la croissance des tiges sont utiles pour la classification de *Lepismium* (mésotonique et indéterminée) versus *Hatiora* et *Schlumbergera* (acrotonique et déterminée). Par contre ces caractères sont inutilisables chez *Rhipsalis*. La forme de la tige permet également de différencier *Schlumbergera* de *Hatiora s. str.*, et la couleur des fleurs permet la séparation de *Lepismium* et *Rhipsalis* versus *Hatiora* et *Schlumbergera*.

En ce qui concerne les *Rhipsalis*, il est très difficile de trouver des synapomorphies à l'intérieur du genre : ceci laisse penser que l'évolution des *Rhipsalis* a été importante et complexe.

Suite à leur étude, les auteurs proposent un algorithme pour l'identification des différents taxons :



En 2010, une étude phylogénétique a montré qu'un groupe d'espèces du genre *Pfeiffera* inclut en son sein une espèce habituellement enregistrée sous le genre *Lepismium* : il s'agit de *Lepismium incachacanum*. C'est une plante bolivienne avec des tiges plates et larges, ramifiées, retombantes ou érigées. Elle se caractérise par des touffes de poils jaunes ou bronze hérissés qui jaillissent des aréoles très crénelées. Les petites fleurs sont rouges à violet-pourpre.

Hélas cette espèce de *Lepismium* n'avait pas été utilisée dans l'étude sur les *Rhipsalideae* publiée en 2011. Il s'avère donc que cette espèce doit être sortie de la tribu des *Rhipsalideae*, et les auteurs proposent de renommer *Lepismium incachacanum* en *Lymanbensonia incachacana* du fait que le groupe auquel elle appartient contient l'espèce type de l'ancien genre *Lymanbensonia*. Ce groupe est

placé au sein d'une nouvelle tribu nommée *Lymanbensonieae*. Les caractéristiques de la plante sont cohérentes avec l'ancien genre *Lymanbensonia*, surtout du fait des fleurs très colorées à périanthe à peine élargi.

Les ancêtres des cactées épiphytes

La présence d'espèces de *Rhipsalis* en Afrique tropicale, Madagascar et Sri Lanka avait conduit certains auteurs à penser que cette distribution était le signe d'une vieille vicariance entre Amérique du Sud et Afrique (par exemple Backeberg en 1942), ou même l'indication d'une origine des cactées hors de l'Amérique (Croizat, 1952). Cela impliquerait une origine des cactées antérieure à la période du crétacé tardif, avant la séparation de l'Amérique et de l'Afrique, et que toutes les cactées africaines aient ensuite disparues, à l'exception des *Rhipsalis*. D'autre part, la similitude des *Rhipsalis* de l'ancien et du nouveau monde impliquerait que ces plantes constituent des cactées ancestrales, ou bien une évolution fortement convergente des taxons de *Rhipsalis* des 2 continents.

Des études suggèrent cependant que l'origine des cactées est plus récente que le crétacé tardif, et se place au tertiaire moyen, et se situe dans le nord de l'Amérique du Sud, après le partage du Gondwana. De plus, la large distribution de *Rhipsalis baccifera* serait due à une ou plusieurs dispersions récentes des graines par les oiseaux du nouveau vers l'ancien monde (Gibson et Nobel, 1986 ; Barthlott et Hunt, 1993).

Les études moléculaires, notamment celle de Nyffeler en 2002, ont montré que le caractère épiphyte des cactées est hautement dérivé : même si elles sont réunies en groupes taxonomiques, les cactées épiphytes sont mélangées au sein des cladogrammes avec des espèces de milieux plus ou moins arides qui n'ont aucun caractère épiphyte.

La tribu des *Echinocereae* comporte essentiellement des genres terrestres mais aussi un genre épiphyte, *Pfeiffera*, apparenté aux *Corryocactus*. Nyffeler a montré que cette tribu est fortement liée, voire intriquée, à la tribu des *Hylocereeae*, qui contient un assemblage de plantes grimpantes et épiphytes sous forme d'un continuum dans lequel on passe graduellement d'espèces complètement terrestres à des espèces totalement épiphytes (*Epiphyllum*, *Disocactus* et *Pseudorhipsalis*).

Tout montre que le caractère épiphyte des cactées est un attribut d'apparition récente, et qui a évolué indépendamment chez plusieurs lignées distinctes de plantes succulentes, possiblement de cactées colonnaires côtelés ou des plantes grimpantes, et poussant à l'origine dans des milieux semi-arides et relativement boisés. Ces plantes auraient subies des modifications structurales au cours du temps : développement de racines adventices, développement de tiges en forme de feuilles, réduction de la taille des côtes et du diamètre des tiges, pertes des structures et tissus internes permettant un port érigé, et réduction ou perte de la spination.

Si 2 lignées épiphytes ont été vite identifiées chez les *Rhipsalideae* et des *Hylocereeae*, le genre *Pfeiffera* a ensuite semblé être issu d'une 3ème lignée à la suite des travaux de Nyffeler de 2002. Cependant ce genre doit être divisé en 2 groupes distincts (*Pfeiffera* et *Lymanbensonia*) suite aux travaux de Korotkova publiés en 2010, et on considère aujourd'hui qu'il existe donc au moins **4 lignées indépendantes de cactées épiphytes** :

- *Rhipsalideae*
- Lignée au sein des *Hylocereeae*
- *Pfeiffera*
- *Lymanbensonia*

La distribution des différents genres épiphytes en Amérique du sud est variée, avec des habitats isolés ou qui se chevauchent. Les *Rhipsalideae* ont leur centre de distribution dans le sud-ouest du Brésil, tout en s'étendant vers le Paraguay, le nord de l'Argentine et l'est des Andes boliviennes, alors que ni *Pfeiffera sensu stricto* ni *Lymanbensonia* n'existent au Brésil. Il est possible de penser que les *Rhipsalideae* ont vu le jour au Brésil et ont gagné les Andes par la suite, alors que *Pfeiffera sensu stricto*, qui est distribué de l'est des Andes boliviennes au nord de l'Argentine, et *Lymanbensonia*, qui est distribué du sud de l'Equateur au sud Pérou et l'est des Andes boliviennes, ont évolué dans les Andes boliviennes et au Pérou. Enfin la lignée épiphyte des *Hylocereeae* serait d'origine mésoaméricaine.

Même si elles vivent dans des milieux beaucoup plus humides que les plantes succulentes terrestres, les cactées épiphytes ont gardé une partie du caractère succulent de leurs ancêtres, ce qui leur permet de résister à une relative sécheresse en dehors des périodes de pluie, et qui a sans doute facilité leur évolution sur des positions en hauteur parfois sèches, avec peu ou pas de substrat : la succulence est sans doute l'explication de la multiplicité d'apparitions de lignées de plantes épiphytes au sein des cactées.

Les similarités morphologiques retrouvées entre beaucoup de cactées épiphytes ont totalement brouillé la classification. Elles résultent de très fortes convergences évolutives, qui ont amené des plantes de lignées très distinctes à présenter des apparences très similaires, à tous les niveaux, et qui montrent qu'une classification basée sur quelques caractères morphologiques n'est pas possible. Cette convergence évolutive est extrême pour les *Lymanbensonia* et *Pfeiffera sensu stricto*, où des plantes de 2 lignées très distinctes ont été pendant longtemps assimilées à un même genre, alors que l'espèce *Lymanbensonia incachacana* est incluse dans les *Lepismium* (*Lepismium incachacanthum*), tel que l'a montrée l'étude de Korotkova *et al.*



Chez les cactées épiphytes l'évolution produit un aplatissement ou un amincissement des tiges du fait d'une perte des côtes, et cette perte des côtes qui empêche le support mécanique des tiges provoque leur affaissement et une position pendante. Un glissement vers la pollinisation par des insectes ou des oiseaux, ainsi que la production de fruits dispersés par les oiseaux, sont aussi considérés comme des convergences évolutives chez toutes les cactées épiphytes. Une convergence évolutive semble toujours associée à l'épiphytisme, y compris en dehors de la famille des cactées.

Dans le cladogramme mêlant *Echinocereae* et *Hylocereeae* il reste possible que des lignées de plantes épiphytes aient subi une réversion pour redevenir des espèces succulentes terrestres (par exemple la question peut être posée dans les genres *Pfeiffera*, *Selenicereus* ou *Weberocereus*). Même si cela reste moins probable, les réversions évolutives sont des phénomènes couramment observés

en biologie. Les *Corryocactus*, incluant *Erdisia* et *Eulychnia*, sont relativement proches de *Pfeiffera*, et les séparations entre ces genres ont encore besoin d'être évaluées.

La tribu des *Rhipsalideae* (photo de droite : *Hatiora salicornioides*) constitue un cas à part car, à la différence des autres tribus, elle est composée uniquement de plantes épiphytes et elle forme un cladogramme très isolé des autres tribus : tout laisse penser que l'ancêtre de la tribu des *Rhipsalideae* était une cactée épiphyte.

A la recherche de l'ancêtre des Rhipsalideae

En se basant sur les arbres phylogénétiques obtenus avec les espèces de la tribu des *Rhipsalideae*, les auteurs de l'article de 2011 ont essayé d'en déduire l'apparence de l'ancêtre des *Rhipsalideae* à partir de 6 caractères morphologiques appliqués sur les cladogrammes. Ces caractères sont :

- **La symétrie florale** : actinomorphe / zygomorphe
- **Le tube floral** : apparent / non apparent / équivoque
- **La structure des branches** : mésotonique / acrotonique / incertaine
- **La croissance de la tige** : indéterminée / déterminée / incertaine / équivoque
- **La forme de la tige** : ailée (plate) ou côtelée (angulaire) / cylindrique / équivoque
- **La couleur des fleurs** : intense et voyante / translucide

● Tous les résultats indiquent que les fleurs actinomorpes sont un caractère ancestral dans la tribu. La zygomorphie est d'apparition plus récente et serait apparue au moins 2 fois indépendamment dans 2 lignées de *Schlumbergera* d'après l'analyse de parcimonie. Par contre l'analyse bayésienne suggère une seule apparition de la zygomorphie chez l'ancêtre commun de *S. opuntiioides*, *S. russeliana*, *S. orssichiana*, *S. truncata* et *H. epiphyllodes*, suivie par 2 réversions vers des fleurs actinomorpes chez *S. russeliana* et *H. epiphyllodes*.

● D'après toutes les analyses statistiques le tube floral non apparent et n'excédant pas le péricarpe représente le caractère ancestral de la tribu. Un allongement du tube floral au dessus du péricarpe est ensuite apparu chez les *Lepismium*. Le reste est moins sûr : un allongement du tube floral également chez *Schlumbergera* suivi par un raccourcissement chez certains *Hatiora*, ou bien 2 allongements indépendants du tube floral chez 2 lignées de *Schlumbergera*.

● Le branchage acrotonique constitue la condition de l'ancêtre de la tribu. Puis un branchage mésotonique est apparu chez les *Lepismium* et 3 autres apparitions de branchages mésotoniques chez 3 espèces de *Rhipsalis*.

● Alors que l'analyse de parcimonie n'est pas concluante, l'analyse bayésienne indique que la croissance déterminée de la tige est le caractère ancestral de la tribu. Des transitions vers une croissance indéterminée ont ensuite eu lieu chez *Lepismium* et *Rhipsalis*. Chez ce dernier genre une succession de réversions vers des croissances déterminées et indéterminées auraient eu lieu suivant les espèces.

● En ce qui concerne la forme ancestrale de la tige, l'analyse de parcimonie indique que la forme cylindrique était celle de l'ancêtre de la tribu, suivie par au moins 5 réversions vers des formes côtelées ou ailées. Par contre l'analyse bayésienne indique que la forme côtelée ou ailée des tiges était celle de l'ancêtre de la tribu, suivie par 3 réversions vers des formes cylindriques chez *Hatiora*, *Lepismium lumbricoides* et *Rhipsalis*, avec pour ce dernier genre 3 nouvelles réversions successives

vers des formes côtelées ou ailées. On ne peut donc pas en tirer de conclusion.

● Enfin, les analyses bayésienne et de parcimonie sont contradictoires en ce qui concerne la couleur des fleurs de l'ancêtre des *Rhipsalideae* : la première indique une forte probabilité pour que les fleurs aient été voyantes et colorées, alors que la seconde indique que des fleurs translucides et ternes étaient présentes chez la forme ancestrale.

Cette analyse montre la difficulté à établir le portrait robot de l'ancêtre des *Rhipsalideae*. On peut quand même dire qu'il s'agissait d'une plante épiphyte au branchage acrotonique et déterminé, aux fleurs actinomorphes et au tube floral court ou inexistant. Si certains caractères sont restés stables dans certaines lignées au cours de l'évolution des *Rhipsalideae*, d'autres caractères semblent avoir subi plusieurs réversions au cours du temps.

L'évolution des *Rhipsalis*

Les auteurs ont ensuite affiné leur analyse dans un second article paru en 2011, centré uniquement sur les *Rhipsalis*. Ils ont étudié la biogéographie des taxons et essayé de connaître l'apparence de l'ancêtre des *Rhipsalis* à partir de 4 caractères morphologiques appliqués sur les cladogrammes. Ces caractères sont :

- **Les habitudes de vie** : rupicole / épiphyte / rupicole et épiphyte
- **La forme de la tige** : angulaire avec des ailes étroites / angulaire avec des ailes larges / cylindrique
- **La position de la fleur sur la tige** : latérale et perpendiculaire / terminale et dans le prolongement
- **La position du péricarpe sur la tige** : émergé / immergé

● La condition épiphyte est ancestrale chez les *Rhipsalis*, avec au moins 5 passages successifs vers des conditions rupicoles et épiphytes.

● La tige cylindrique est plus probablement la condition ancestrale des *Rhipsalis*. Les tiges angulaires avec de petites ailes semblent avoir évolué plusieurs fois, alors que les ailes larges ont évolué une seule fois chez les *Phyllarthrorhipsalis*. La morphologie des tiges serait fortement liée au type d'habitat, mais une corrélation stricte entre tige et habitat est difficile à établir.

● La position latérale sur la tige était le caractère de la fleur-type ancestrale des *Rhipsalis*, comme le montrent à la fois l'analyse bayésienne et de parcimonie, et il y a eu une seule évolution vers une fleur terminale chez *Erythrorhipsalis*. Cette position de la fleur pourrait être un fort caractère sélectif, étant donné que beaucoup de pollinisateurs n'ont pas accès aux ressources florales avec des fleurs dans cette position.

● En ce qui concerne l'émergence ou non du péricarpe sur la tige de la plante ancestrale, l'analyse bayésienne indique une plus grande probabilité que le péricarpe émerge à l'extérieur de la tige, alors que l'analyse de parcimonie n'est pas concluante. Le péricarpe en position immergée se trouve exclusivement chez le clade au péricarpe creux. Ce péricarpe immergé pourrait être une adaptation pour la protection du fruit durant son développement, une protection contre la dessiccation du bourgeon floral, ou une adaptation à un pollinisateur.

Les abeilles sont les principales pollinisatrices des fleurs des épiphytes des forêts pluvieuses et, sur la base de la morphologie florale, il avait été postulé que c'est aussi le cas des *Rhipsalis*. Cependant les

résultats de l'étude montrent qu'il existe 3 morphologies florales distinctes, chacune correspondant à une lignée distincte, et qui indiquent que l'évolution florale a joué un rôle dans la diversification des Rhipsalis. Il y a probablement plusieurs types d'insectes pollinisateurs chez les Rhipsalis et plusieurs stratégies reproductrices.

L'origine des Rhipsalis se situe dans la forêt de la côte atlantique brésilienne, les divers taxons auraient ensuite gagnés leurs positions actuelles, dont quelques unes très éloignées en direction de la côte ouest ou de l'Amérique centrale. Le mode de dispersion n'est pas établi mais, si il s'est fait sous forme d'une migration continue au sol (et non par transport de graines par des oiseaux), il suppose que des plantes étaient adaptées à des zones de forêt sèches lors de cette migration, ce qui est le cas de quelques taxons actuels du genre. En tout cas la diversification des Rhipsalis semble relativement récente.

Principales références

Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from trnK/matK and trnL-trnF sequences. Reto Nyffeler - American Journal of Botany. (2002) 89 : 312-326.

A farewell to dated ideas and concepts: molecular phylogenetics and a revised suprageneric classification of the family Cactaceae. Nyffeler, R; Eggli, U. - Schumannia (2010), 6:109-149.

A phylogenetic analysis of Pfeiffera and the reinstatement of Lymanbensonia as an independently evolved lineage of epiphytic Cactaceae within a new tribe Lymanbensoniaceae. Korotkova, N., Zabel, L., Quandt, D., Barthlott, W. - Willdenowia (2010) 40: 151-172.

Molecular phylogeny of tribe Rhipsalideae (Cactaceae) and taxonomic implications for Schlumbergera and Hatiora. Alice Calvente, Daniela C. Zappi, Félix Forest, Lúcia G. Lohmann - Molecular Phylogenetics and Evolution 58 (2011) 456-468.

Molecular phylogeny, evolution, and biogeography of South American epiphytic cacti. Alice Calvente, Daniela C. Zappi, Félix Forest, Lúcia G. Lohmann - Int. J. Plant Sci., 172 (7), 902-914, 2011.

Pour le vocabulaire scientifique, consulter le [glossaire](#).

Auteur : [Fabrice Cendrin](#)

Publié le : 2011/10/08

La version originale de cet article est consultable sur [Le Cactus Heuristique](#)

 Vous pouvez [commenter cet article](#) ou [lire les commentaires postés](#).

From:

<https://www.cactuspro.com/articles/> - **Articles du Cactus Francophone**

Permanent link:

<https://www.cactuspro.com/articles/rhipsalideae-et-autres-cactees-epiphytes>

Last update: **2015/10/22 14:24**

